臺灣內生菌根資源調查與種源開發

吳繼光
臺灣省農業試驗所農化系

摘　要

我國囊叢枝菌根菌資源，過去鮮有廣汎性的調查研究。二十多年來，經整理國內學者的內生菌根研究報告後，累計有48種囊叢枝菌根菌曾被記錄。這其中大多數並未被詳細描述，更惶論這些菌種的培養與保存了。臺灣省農業試驗所農化系土壤微生物研究室，自民國八十一年起，接受國科會與農委會補助，開始進行我國囊叢枝內生菌根菌資源調查，希望能於五年內對我國內生菌根菌的分布與種類有一概括性的了解，並透過此一調查能有系統地收集和培養這群有益的微生物資源。我們最終的目地在於成立我國第一座囊叢枝內生菌根菌種保存中心。經過近兩年的調查，我國囊叢枝內生菌根菌種類已累計至六十種。其中已發表的世界新種計有 *Glomus formosanum, Glomus chimonobambusae, Sclerocystis liquidambaris, S. taiwanensis, Acaulospora taiwania, Entrophospora kentinensis*等。另外亦已完成*Sclerocystis*屬圖鑑的製作，並已刊登於美國Mycotaxon期刊。

囊叢枝內生菌根菌在臺灣的分布，受到土壤條件、耕作制度、地理位置等因素的限制。我國過去較常用的菌種是*Glomus mosseae, Gl. etunicatum,* 和*Gl. fasiculatum*。經過本次初部調查結果建議，除了上述常用的菌種外，在旱作方面如蔥、玉米、花生等，在園藝作物如洋香瓜、菜瓜、苦瓜等，吾人可嘗試使用 *Glomus manihotis, Gl. intraradices, Acaulospora elegans, A. scrobiculata*等菌種。至於在澎湖，似可從*Glomus constrictum*著手，因爲這是在該區最爲優勢的菌種。目前，國外已開發的內生菌根菌肥料其菌種包括*Glomus intraradices* (加拿大)，*Gl. manihotis* (南美洲，哥倫比亞)，*Gl. mosseae, Gl. etunicatum*和*Gl. occultum* (日本)。

關鍵字：繡球菌目、菌根、微生物肥料。

前　言

菌根(Mycorrhiza)一詞係由德國植物學家Albert Bernard Frank[11]所創，意指植物根部與眞菌共生的結合體。菌根大體上可分爲外生(Ectomycorrhiza)與內生菌根(Endomycorrhiza)兩大類[15](表一)。外生菌根的主要特徵在於植物根端外圍有菌絲纏繞而成的菌氈(Hyphal mantle)包裹，菌根的菌絲並不侵入植物細胞內；但在根的橫切面上可看到皮層細胞間有由菌絲組成的哈氏網(Hartig net)的構造。內生菌根的主要特徵在於其菌絲會進入植物細胞內，以菌絲捲(Hyphal coil)或叢枝(Arbuscule)構造等方式與植物細胞有較緊密的接觸。有些菌根因具有內生與外生菌根的構造，而被稱爲內外生菌根(Ectendomycorrhiza)。

所謂囊叢枝內生菌根(vesicular-arbuscular mycorrhiza，簡稱VAM)，係指植物根部受囊叢枝內生菌根菌感染後，菌絲因在根部皮層細胞內形成細小雙叉分支的叢枝體(arbuscule)，以及在菌絲末端或中段膨大形成囊泡(vesicle)而得名。近年來由於並非所有的菌根菌(如*Gigaspora,*

Scutellispora)皆可於根內形成上述兩種構造，因此國外已有不少學者改稱此種菌根爲叢枝菌根(Arbuscular mycorrhiza, 簡稱AM)。*Gigaspora*和*Scutellispora*兩屬的菌根菌，其囊泡(Soil-borne vesicle)是產生於根外土壤中。

表一： 菌根的類型
Table 1: Types of mycorrhizae(15)

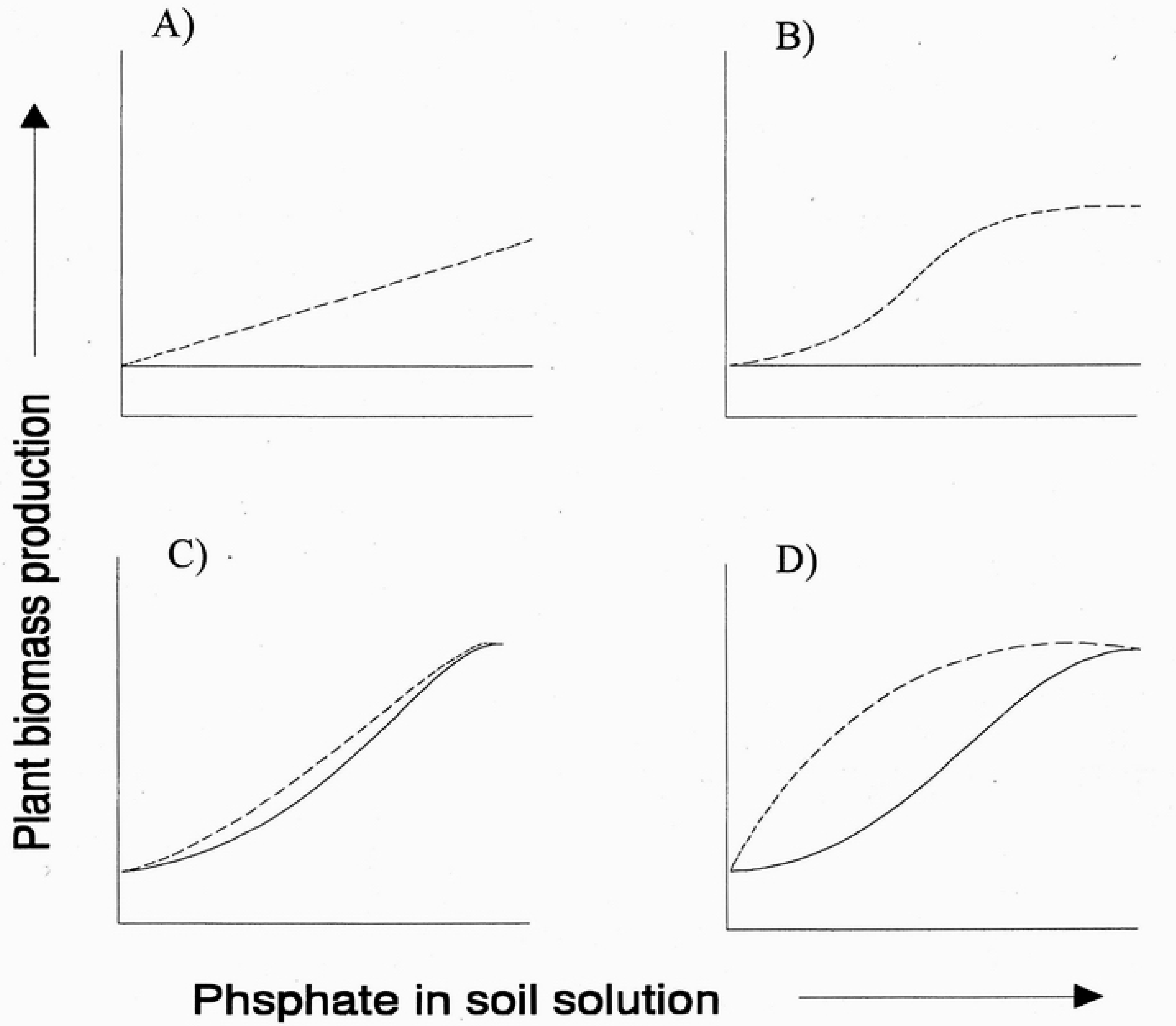
Main Types	Subtypes	Characteristic Structures	Fungal Partners	Host Plants (general)
Ecto-mycorrhiza		Hyphal mantle around root; Hartig net	Basidiomycetes; Ascomycetes; Phycomycetes	Trees, shrubs of Gymnospermae and Angiospermae
Endo-mycorrhiza	Ectendo-mycorrhiza	Hyphal mantle; Hartig net; Hyphal coil	Basidiomycetes; Ascomycetes	Trees; Shrubs of Gymnospermae and Angiospermae
	Arbutoid mycorrhiza	Hyphal mantle; Hartig net; Hyphal coil	Basidiomycetes	Only Ericales
	Monotropoid mycorrhiza	Hyphal mantle; Hartig net; unbranched haustroria	Basidiomycetes	Only Monotropaceae
	Ericoid mycorrhiza	Hyphal coils	Ascomycetes (Basidiomycetes)	Only Ericales
	Orchid mycorrhiza	Hyphal coils	Basidiomycetes	Only Orchidaceae
	Vesicular-arbuscular myorrhiza	Hyphal coils; Arbuscules; Vesicles	Glomales, Zygomycetes	Trees; Shrubs of Gymnospermae and Angiospermae; lower plants

囊叢枝內生菌根菌在分類地位上，是屬於結合菌綱(Zygomycetes)的繡球菌目(Glomales)，下分三個科(Glomaceae, Acaulosporaceae, Gigasporaceae)，總共包含有六個屬(*Glomus, Sclerocystis, Acaulospora, Entrophospora, Gigaspora, Scutellispora*)，一百四十餘種[24,28]。囊叢枝內生菌根菌，可與許多的植物形成菌根。從苔蘚植物[25]，蕨類植物[8]，裸子植物到被子植物[20]。從一般陸生植物，耐鹼植物，水生植物到旱生植物。而根據德國斯爾丁教授[29]的估計，在熱帶植物中，約有13.4 %爲非菌根植物，70.9 %爲囊叢枝內生菌根植物，15.7 %爲其它菌根植

物。在已知非菌根植物中，包括莧科(Amaranthaceae)、十字花科(Cruciferae)、石竹科(Caryophyllaceae)、藜科(Chenopodiaceae)、鴨趾草科(Commelinaceae)、玉蕊科(Lecythidaceae)、馬齒莧科(Portulaceae)、山欖科(Sapotaceae)、蒺藜科(Zygophyllaceae)等。有些植物不但可形成囊叢枝內生菌根，也可與其它真菌形成外生菌根，例如胡桃科(Juglandiaceae),田麻科(Tiliaceae),楊梅科(Myrtaceae),楊柳科(Salicaceae),殼斗科(Fagaceae),蘇木科(Caesalpiniaceae)[12]。此外，根據傑諾司[19]的定義，菌根植物對菌根菌的依賴度，可分為兩類：一為絕對菌根植物(Obligately mycorrhizal plant)，另一為非絕對菌根植物(facultatively mycorrhizal plant)(圖一)。當植物在非常肥沃的土壤中，若無菌根菌與其共生，則仍然無法正常生長者，稱為絕對菌根植物。如Cassava, Cowpea, Coffee, Avacado, Mango, *Genipa americana*, *Stylosanthes guianensis*, *Andropogon gayanus* 等。若植物可與菌根菌形成菌根，但在適當肥力的土壤中，雖無菌根菌與之共生，仍能正常生長者，稱之為非絕對菌根植物。如Bean, Maize, Rice, Sorghum, Cotton, Papaya, Asparagus,*Clitoria fairchildiana, Jacaranda caucana, Tabebuia chrysantha, T. rosea*等(表二)。

表二：植物種類與菌根合成的關係。
Table 2：Plant species in different mycorrhizal association

NON-MYCORRHIZAL PLANTS 非菌根植物	OBLIGATELY MYCORRHIZAL PLANTS 絕對菌根植物	FACULTATIVELY MYCORRHIZAL PLANTS 非絕對菌根植物
Amaranthaceae	Cassava	Bean
Cruciferae	Cowpea	Maize
Caryophyllaceae	Coffee	Rice
Chenopodiaceae	Avacado	Sorghum
Commelinaceae	Mango	Cotton
Lecythidaceae	*Genipa americana*	Papaya
Portulaceae	*Stylosanthes*	Asparagus
Proteaceae	*guianesnsis*	*Clitoria fairchildiana*
Restionaceae	*Andropogon gayanus*	*Jacaranda caucana*
Sapotaceae		*Tabebuia chrysantha*
Zygophyllaceae		*Tabebuia rosea*



圖一：接種菌根菌(虛線)與非接種菌根菌(實線)，對生物質量的影響。A&B：絕對菌根植物 C&D：非絕對菌根植物。A&C：菌根菌對作物生物質量影響較不顯著。B&D：菌根菌對作物生物質量影響較顯著。

Figure 1: Hypothetical biomass production of plants without (unbroken line) and with mycorrhiza (broken line) at increasing soluble P levels[19]. A and B: obligately mycotrophic plants. C and D: Facultatively mycotrophic plants. A and C: Low response host plants to mycorrhizal status. B and D: High response host plants to mycorrhizal status.

臺灣在菌根方面的研究始於民國六十一年。當時美國奧瑞岡州立大學翠琵教授(Dr. J. Trappe)應林業試驗所之邀請來華訪問，並舉辦討論會，介紹菌根學(Mycorrhiza)給我國的研究者。早期臺灣的研究者，似乎對外生菌根較感興趣；而有關囊叢枝內生菌根菌方面的研究，則是由國立師範大學的簡秋源教授[5]首先開始。由於囊叢枝內生菌根菌的根外菌絲(external mycelium)可以延伸至根外八公分甚或更長的距離[29]，所以它能幫助宿主(host plant)廣汎地吸收土壤中的養分特別是磷肥，進而對作物有促進生長的效用。也因爲如此，囊叢枝內生菌根菌被認爲是一種生物肥料。我國的研究者，過去比較集中於研究菌根的生理與溫室內的接種效應。然而近年來，由於囊叢枝內生菌根菌經農業試驗所程永雄分所長的積極推廣，以及農民試用後，對其功效的肯定，如何將囊叢枝內生菌根菌發展成爲田間應用的生物性肥料，已是炙手可熱的研究題材。

我國囊叢枝菌根菌資源，過去鮮有廣汎性的調查研究。但近年來，囊叢枝菌根菌微生物肥料的日益受到重視，爲因應新菌種肥料的開發與田間試驗的需要，全面性的囊叢枝菌根菌資源調查，以尋求適合我國農作物需要的微生物肥料，實刻不容緩。二十多年來，經整理國內學者的內生菌根研究報告後，累計有48種囊叢枝菌根菌曾被記錄[7,16,17,30,36,38,39]。這其中大多數並未被詳細描述，更惶論這些菌種的培養與保存了。臺灣省農業試驗所農化系土壤微生物研究室，自民國八十一年起，接受國科會與農委會補助，開始進行我國囊叢枝內生菌根菌資源調查，希望能於五年內對我國內生菌根菌的分布與種類有一概括性的了解，並透過此一調查能有系統地收集和培養這群有益的微生物資源。我們最終的目地在於成立我國第一座囊叢枝內生菌根菌種保存中心。

材料與方法

一、　採集囊叢枝內生菌根樣品:

選擇北中南東部四個生態保護區(陽明山國家公園，臺大溪頭實驗林場，墾丁國家公園，太魯閣國家公園)，臺灣省農業試驗所輪作試驗田區，以及離島地區(如蘭嶼，綠島，澎湖)等，定期前往採集地被植物根圈土壤五百公克，並記錄地被植物之名稱。農試所的輪作試驗田區包括四種耕作制度(I)水稻連作(II)一期水稻二期玉米的輪作(III)一期玉米二期水稻的輪作(IV)玉米連作每一耕作制度的田區中間有一寬約一公尺的分隔地帶,分隔地帶上長滿雜草如:白花藿香薊，紫花藿香薊，昭和草，野莧，龍葵，多年生花生等。

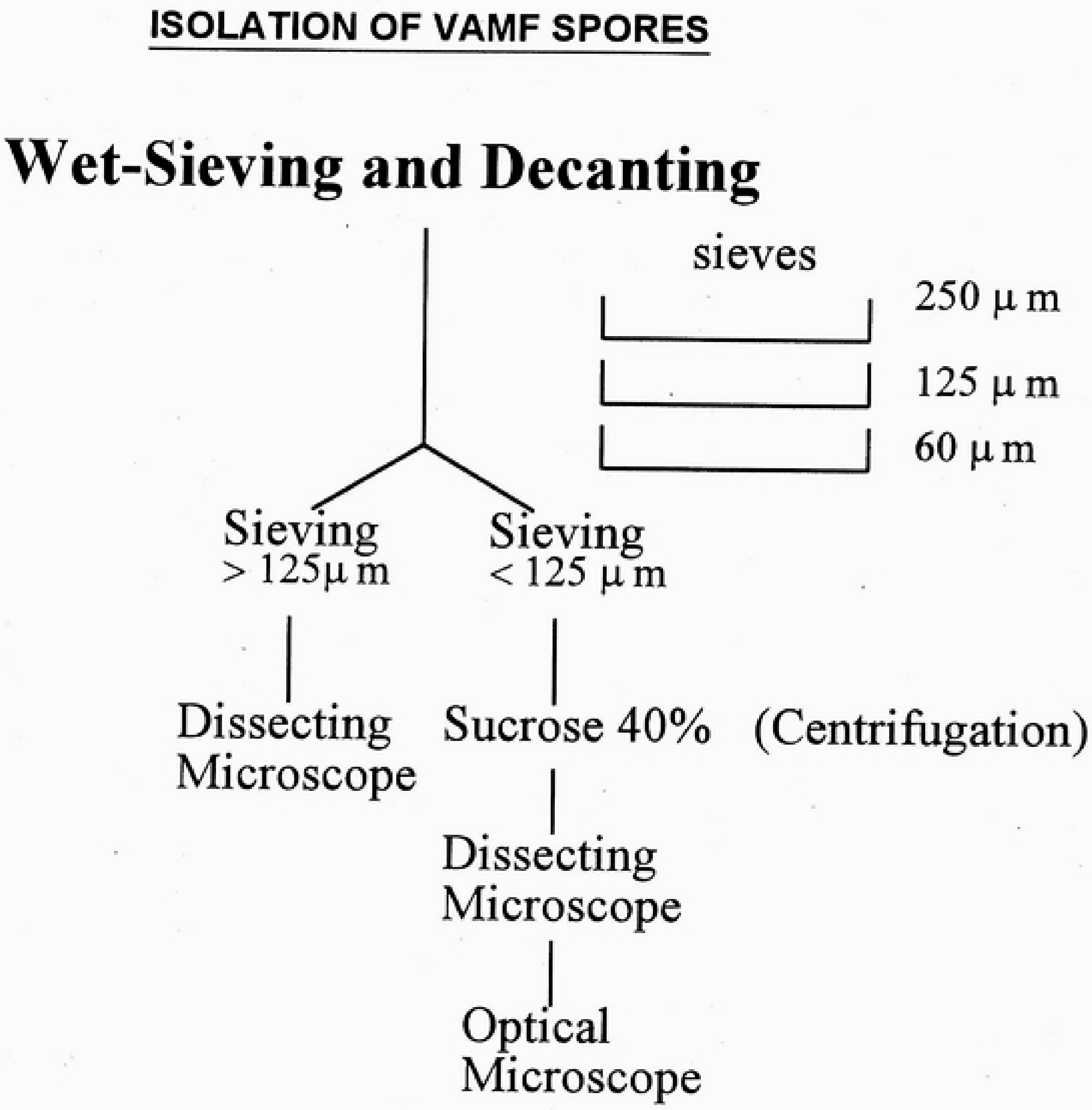
二、　囊叢枝內生菌根之染色:

所採集之地被植物根部經洗淨後，以Bevege[3]和Phillips及Haymann[26]的方法染色。

三、　孢子分離與鑑定:

所採集之樣土稱取100克後，以濕篩傾倒法和糖液離心後[9,13]，立體顯微鏡下挑取孢子(圖二)。孢子以Polyvinyl alocohol-lactic acid-glycerol (PVLG)或Hoyer's包埋劑製作成永久片，以利於孢子之鑑定與標本的保存。孢子之鑑定與資料之記錄，採Schenck and Perez[28]所建議的步驟進行。筆者雖曾於一九八七年至一九八八年間在美國佛羅里達大學植病系國際菌根菌種中心(INVAM)擔任研究助理，但爲了增強菌種鑑定的能力，筆者也

於一九九三年前往加拿大農部國家菌類標本館與美國奧瑞岡州立大學植物系標本館研習模式標本(Holotype specimen)。奧瑞岡州立大學標本館收藏有世界上最大多數的模式標本。



圖二： 分離內生菌根菌孢子的方法。

Figure 2: Isolation of VAMF spores。

四、 溶磷菌的分離與數量估算:

在每一混合樣品中,稱取適量的土經過適當的稀釋後,以三角玻棒均勻塗抹於MMN[23]平板培養基上,並置於攝氏度的培養箱中培養。經過數天後,觀察菌落溶磷現象並計算菌落數。

五、 囊叢枝內生菌根菌種源繁殖:

利用含有大量孢子的樣土或經糖液純化的孢子液爲接種源。在溫室以河砂爲生長介質，進行盆栽培養。經內生菌根菌感染後的植株，並可移植於氣霧式生長箱(Aeroponic chamber)內進行大量產孢。

結果與討論

一、 臺灣產囊叢枝內生菌根菌:

經過近兩年的調查，我國囊叢枝內生菌根菌種類已累計至六屬六十種，佔全世界已發現總數的43%(表三,圖三、四)。其中已發表的世界新種計有*Glomus formosanum*[38], *Glomus chimonobambusae*[32], *Sclerocystis liquidambaris, S. taiwanensis*[37], *Acaulospora taiwania*[17], *Entrophospora kentinensis*[32]等六種。茲就上述六屬的囊叢枝內生菌根菌調查結果略述於后。

Glomus屬是分布最普遍的囊叢枝內生菌根菌，全世界約有七十多種。我國已有記錄的菌種有二十七種。本屬的特徵在於其孢子具有一(或二或三或多支)接著菌絲(attached hypha)。孢子在形成初期，是呈薄壁囊泡狀(thin-walled vesicle)。當孢子成熟時，囊泡壁逐漸加厚而成厚壁孢子(Chlamydospore)。孢子體與接著菌絲間的交會孔道，可經由孢壁直接加厚而封閉或形成隔板(septum)。孢子大多單獨產生於根圈土壤中，但也有一些種類直接產孢於根內，如*Glomus intraradices*，*Gl. manihotis*等。此外，當孢子形成時聚集成一團狀構造，我們稱之為孢子果(sporocarp)。孢子果可能只是一鬆散的孢子堆，或是被菌絲組成的包被(peridium)所包圍而成一緊密的構造。孢子發芽的方式，主要是發芽管經由接著菌絲而直接向外延伸。但也有一些種類，如*Glomus scintillans*，*Gl. chimonobambusae*[32]，它們發芽時發芽管是直接穿透孢壁而向外生長。這種發芽方式與*Gigaspora*屬相同。較常出現在本省農田的*Glomus*屬囊叢枝內生菌根菌種，有*Glomus clarum, G. mosseae, G. etunicatum, G. geosporum, G. manihotis, G. occultum,*等(圖五、六、七)。

Sclerocystis屬的內生菌根菌在臺灣也是分布很廣汎的，只可惜本屬至目前為止，尚無法在盆栽內以砂耕法(pot culture)繁殖成功。全世界目前已被接受的命名有六種，這六種全可在臺灣找到它們的蹤跡。其中兩種*Sclerocystis liquidambaris, Sclerocystis taiwanensis*，是首次在臺灣發現的菌種且這兩種已先後在菲律賓及韓國[10,21]等西太平洋國家被發現。本屬的特徵主要在於其產生圓形，橢圓形或半圓形的孢子果(sporocarp)。孢子果可能是裸露或為包被所包圍。孢子係由孢子果中心菌絲(plexus hypha)產生，並以輻射狀向外排列成扇形或圓形[14,33,34]。孢子果發芽的方式(以 *Sclerocystis sinuosa*為例)，主要是在孢子果周圍形成發芽囊泡[1]。在本屬中，以 *Sclerocystis coremioides*和*Sclerocystis sinuosa*分布最廣，前者多分布於農田及柑橘園土壤中而後者則出現在海岸防風林[35]和一般農田土壤中。其它如*Sclerocystis rubiformis, S. liquidambaris*，*S. taiwanensis*，則大多出現在自然林地的土壤中。有關*Sclerocystis*屬觀念的修定及其圖鑑已製作完成，並已刊登於美國Mycotaxon期刊[33,34]。

表三：台灣產繡球菌目菌根菌名錄
Table 3: Inventory for species recorded in Taiwan

Acaulospora 無柄孢子屬
Acaulospora elegans Trappe & Gerdemann *A. foveata* Trappe & Janos *A. gedanensis* Blaszkowski *A. laevis* Gerdemann & Trappe *A. mellea* Spain & Schenck *A. morrowae* Spain & Schenck *A. myriocarpa* Spain, Sieverding & Schenck *A. scrobiculata* Trappe *A. spinosa* Walker & Trappe *A. taiwania* Hu *A. trappei* Ames & Linderman *A. undulata* Sieverding

Entrophospora 內柄孢子屬
Entrophospora columbiana Spain & Schenck *Ent. infrequens* (Hall) Ames & Schneider *Ent. kentinensis* Wu and Liu sp. nov.

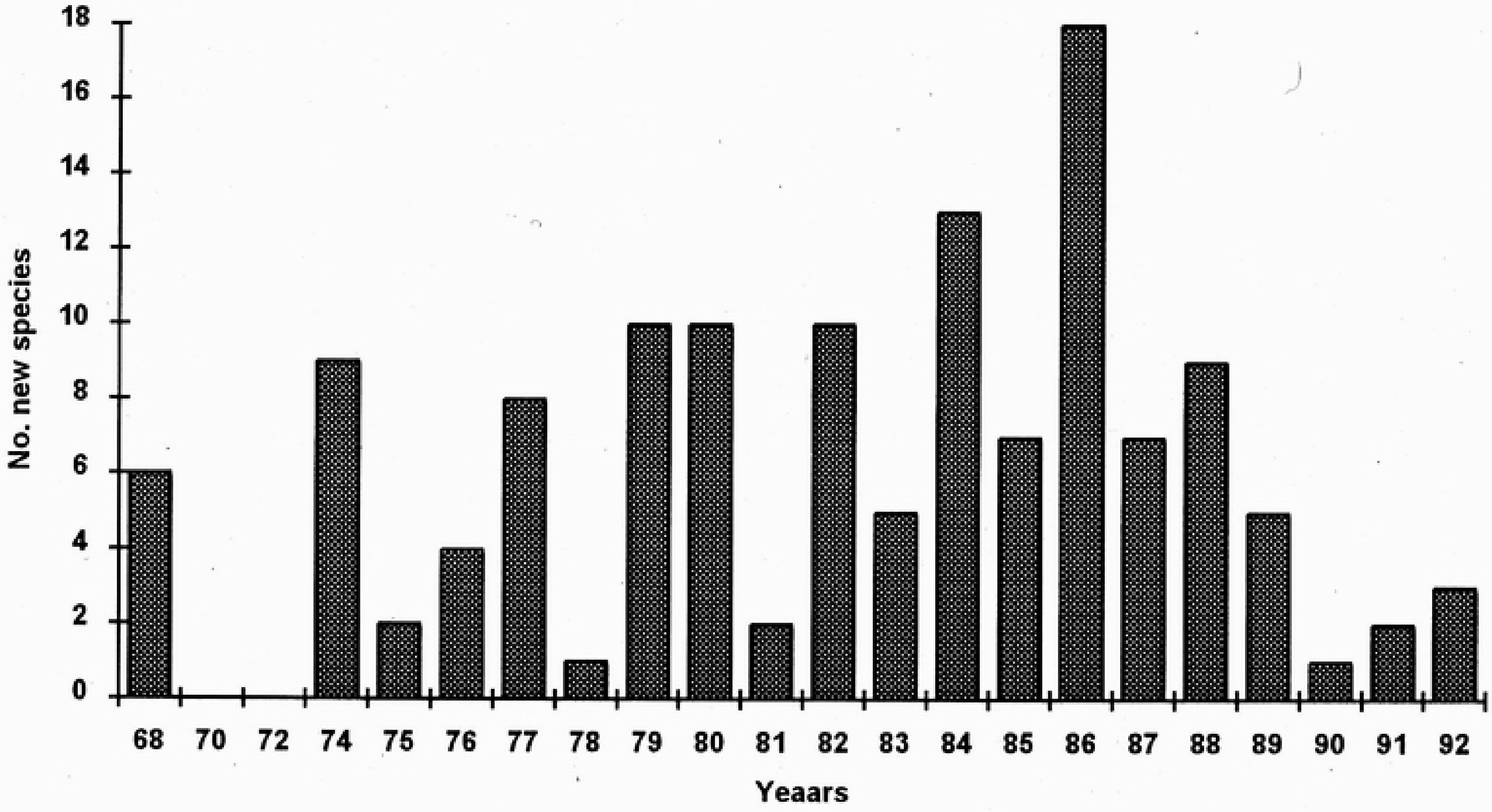
Gigaspora 大孢子屬
Gigaspora gigantea (Nicol. & Gerd.) Gerdemann & Trappe *Gi. decipiens* Hall & Abbott *Gi. magarita* Becker & Hall *Gi. rosea* Nicolson & Schenck *Gi. decipiens* Hall & Abbott

Sclerocystis 硬囊實果屬
Sclerocystis rubiformis Gerdemann & Trappe *Scl. coremioides* Berk. & Broome *Scl. clavispora* Trappe *Scl. sinuosa* Gerdemann & Bakshi emend. Wu *Scl. liquidambaris* Wu & Chen *Scl. taiwanensis* Wu & Chen

表三：台灣產繡球菌目菌根菌名錄(續)
Table 3. Inventory for species recorded in Taiwan (cont'd)

Glomus 繡球孢子屬
Glomus aggregatum Schenck & Smith emend. Koske
Gl. clarum Nicolson & Schenck
Gl. caledonium (Nicol. & Gerd.) Trappe & Gerdemann
Gl. chimonobambusae Wu and Liu sp. nov.
Gl. constrictum Trappe
Gl. diaphanum Morton & Walker
Gl. etunicatum Becker & Gerdemann
Gl. fasiculatum (Thaxter) Gerd. & Trappe emend. Walker & Koske
Gl. formosanum Wu & Chen
Gl. fragile (Berk.& Broome) Trappe & Gerdemann
Gl. geosporum (Nicol. & Gerd.) Walker
Gl. globiferum Koske & Walker
Gl. intraradices Schenck & Smith
Gl. invermaium Hall
Gl. lacteum Rose & Trappe
Gl. leptotichum Schenck & Smith = *A. gerdemannii* Schenck & Nicolson
Gl. macrocarpum Tul. & Tul.
Gl. manihotis Howeler, Sieverding & Schenck
Gl. microaggregatum Koske, Gemma & Olexia
Gl. microcarpum Tul & Tul.
Gl. monosporum Gerdemann & Trappe
Gl. mosseae (Nicol. & Gerd.) Gerdemann & Trappe
Gl. multicaule Gerdemann & Bakshi
Gl. occultum Walker
Gl. pallidum Hall
Gl. pulvinatum (P. Henn.) Trappe & Gerdemann
Gl. radiatum (Thaxter) Trappe & Gerdemann
Gl. scintillans Rose & Trappe
Gl. versiforme (Karsten) Berch
Gl. vesiculiferum (Thaxter) Gerdemann & Trappe

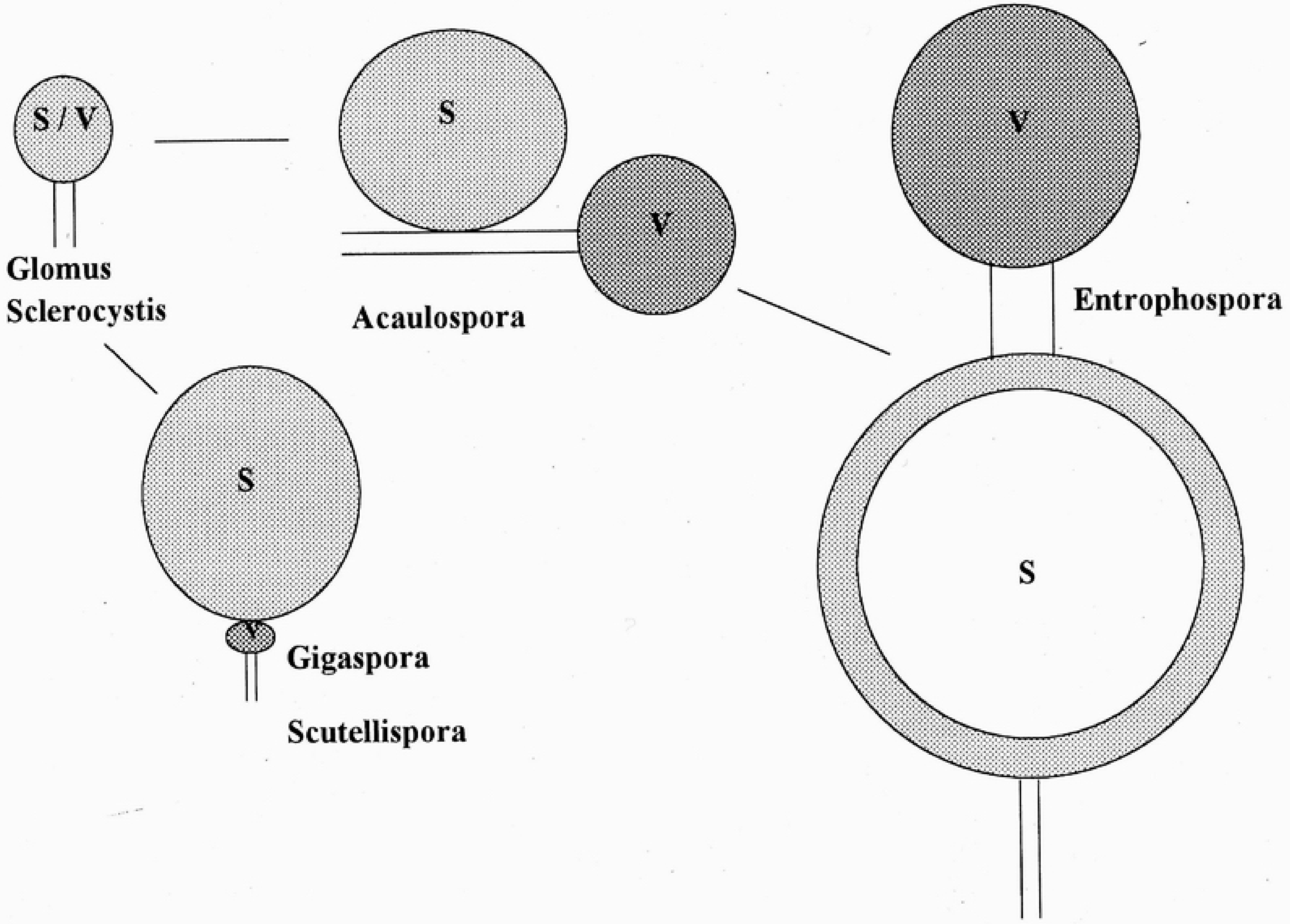
Scutellispora 盾蓋孢子屬
Scutellispora calospora (Nicol. & Gerd.) Walker & Sanders
Scut. coralloidea (Trappe, Gerd. & Ho) Walker & Sanders
Scut. fulgida Koske & Walker
Scut. gilmorei (Trappe & Gerd.) Walker & Sanders
Scut. gregaria (Schenck & Nicol.) Walker & Sanders
Scut. nigra (Redhead) Walker & Sanders
Scut. pellucida (Nicol. & Schenck) Walker & Sanders
Scut. reticulata (Koske, Miller & Walker) Walker & Sanders



Genus	World species	Taiwan species	Diversity %
Acaulospora	28	12 (1)	43
Entrophospora	4	3 (1)	75
Gigaspora	7	4	57
Glomus	73	27 (2)	37
Sclerocystis	6	6 (2)	100
Scutellispora	23	8	35
Total	**141**	**60**	**43**

圖三：囊叢枝內生菌根菌的種數與自一九六八年來，各年發表新種的數量。

Figure 3: Number of new species descriptions of VA mycorrhizal fungi per year since 1968.



圖四： 繡球菌目的產孢類型。

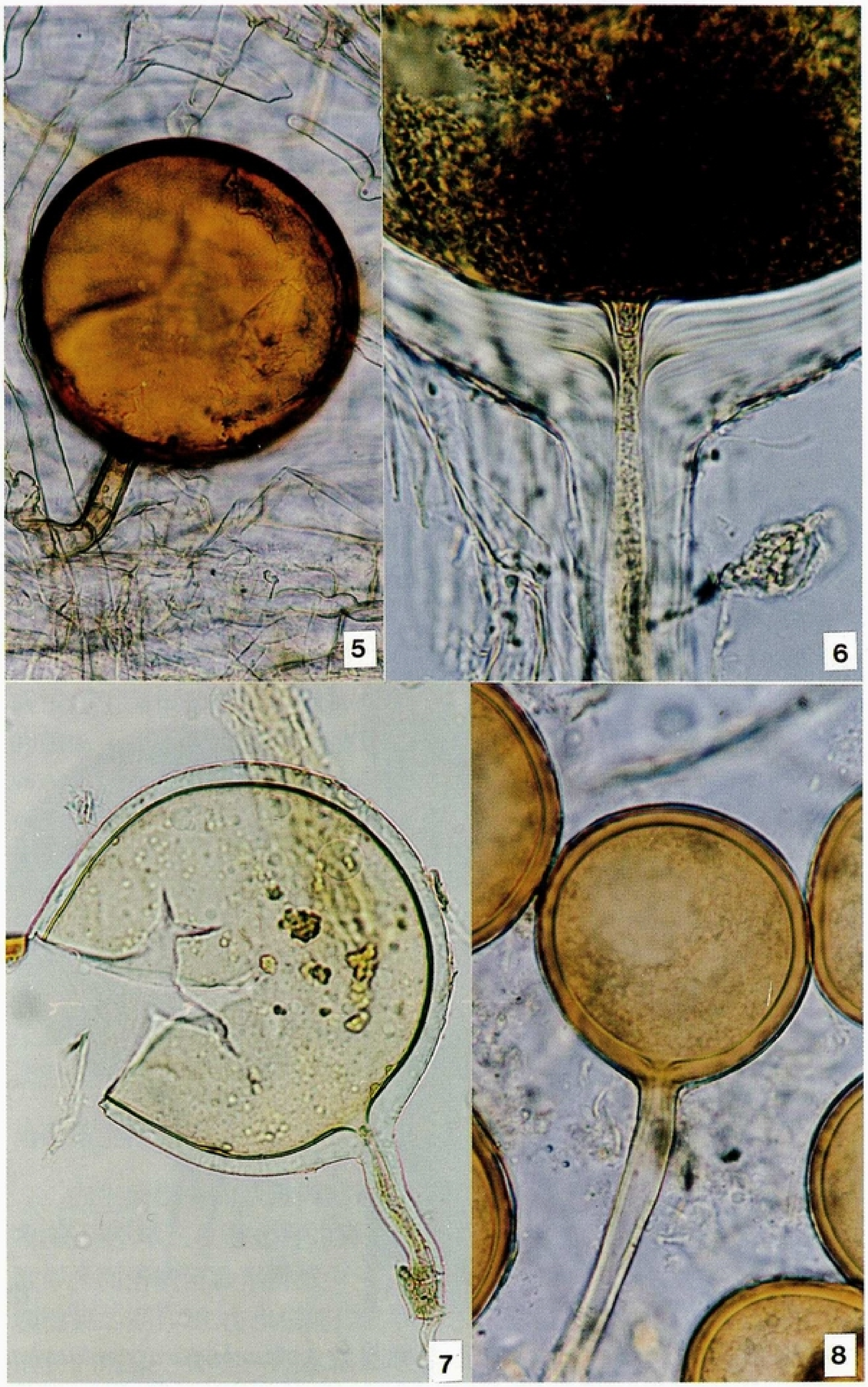
Figure 4: Spore ontogeny in Glomales.

Entrophospora屬的囊叢枝內生菌根菌，與*Acaulospora*屬類似。它們都可形長產孢用的囊泡(sporiferous saccule)。只是本屬的主要特徵是在於其孢子是形成於產孢囊泡的柄內。初期囊泡內會聚集濃密的細胞質，並於囊泡柄內形成一隔板。稍後，囊泡內的細胞質向下移動進入柄內，細胞質經轉化沉積而形成孢子。產孢囊泡和囊泡柄在孢子成熟後會萎縮脫落，因此在孢子外壁上會留下兩個一大一小的圓形痕跡。這是辨識本屬菌的重要依據。本屬的孢子一般較常出現在酸性土壤中，目前全世界只發現四種。其中的一種(*Entrophospora kentinensis*)(圖十一)是首次在臺灣墾丁國家公園發現的。*Entrophospora kentinensis*可出現在微鹼性，含高濃度鹽類的土壤中，且可耐銅污染。目前臺灣省農業試驗所已將*E. kentinensis*，以氣霧式無土栽培方式繁殖成功。

Acaulospora屬的囊叢枝內生菌根菌，產孢方式與*Entrophospora*類似。所不同的是孢子著生於產孢囊泡的柄外。當孢子成熟後，產孢囊泡萎縮脫落並在孢子外壁上留下一個圓形的疤痕，這單一的圓形疤痕是與*Entrophospora*區別的重要依據。*Acaulospora*和*Entrophospora*兩屬的孢子發芽方式皆相當類似，它們在發芽時會先在內層胞壁內形成螺旋形的發芽盾(germ shield)，然後才會穿透孢子長出發芽管。本屬的孢子也是常出現在酸性的土壤中，在本省農地裡，本屬的孢子如*A. elegans, A. scrobiculata*(圖九),*A.laevis,A. foveata*(圖十)等一般可在旱作植物(如花生、甘薯、玉米、茶樹等)的根圈土壤中分離出來，但在水稻田則鮮少出現。

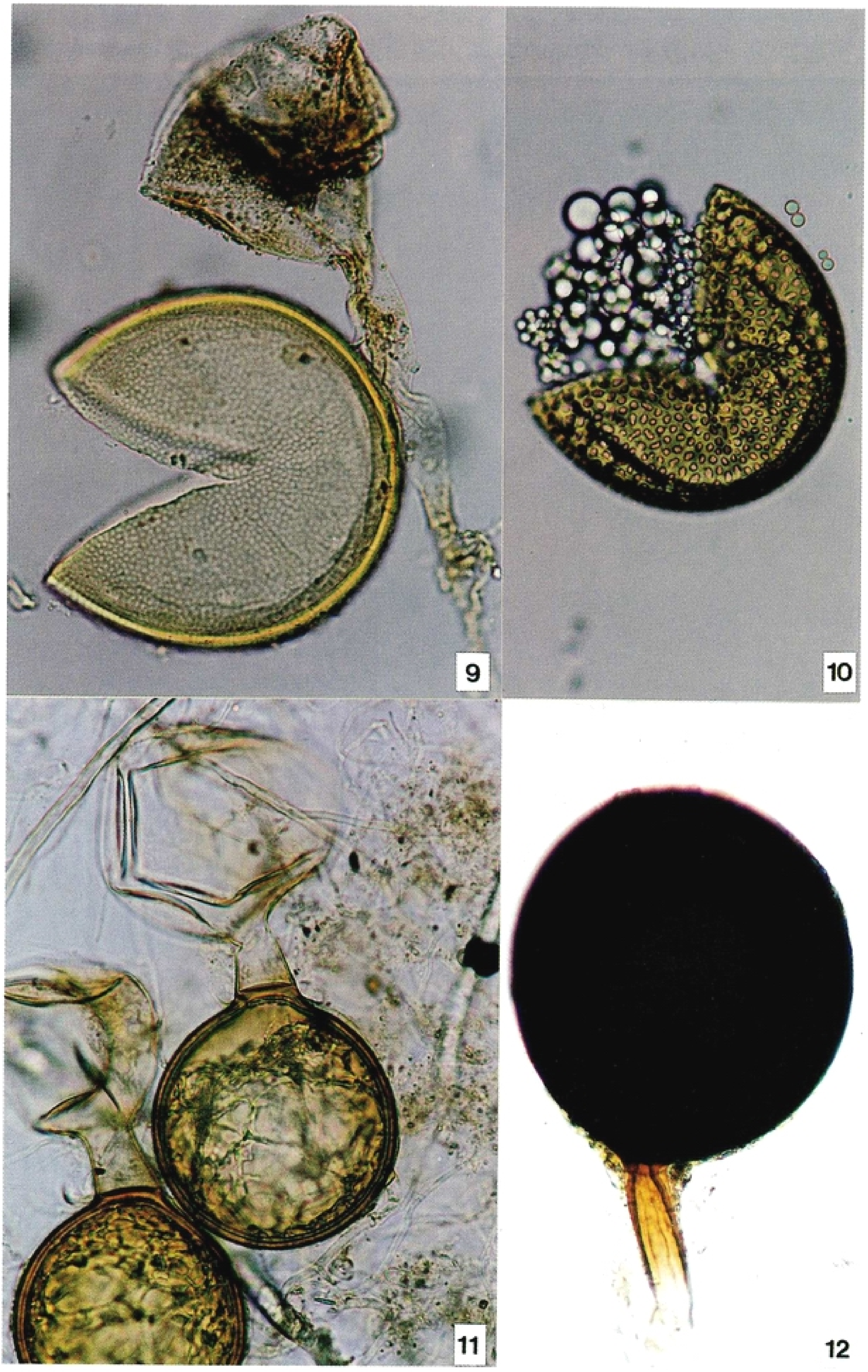
Gigaspora屬的囊叢枝內生菌根菌全世界目前有七種。*Gigaspora*屬和*Scutellispora*屬的產孢方式相似。菌絲在產孢時，先在頂端形成小的囊泡(suspensor-like cell)，然後自囊泡的末端再向外膨大形成厚壁孢子。初期厚壁孢子與小囊泡間有一小管道聯接，以供細胞質自菌絲流入孢子內。當孢子成熟後，由於孢壁的逐漸加厚而最後將此管道封閉。本屬孢子的孢壁構造較簡單，只含有單一壁群(wall group)，內由一至二層孢壁組合而成。當孢子發芽時，發芽管直接穿透胞壁而向外生長。本屬與*Scutellispora*屬的菌絲皆不在根內形成囊泡(intraradical vesicles)，取而代之的是在根域土壤中。我們稱之為土生囊泡(soil-borne vesicles)，或副細胞(auxiliary cells)。本屬的土生囊泡具有乳頭狀或刺狀突起(projections)。本省較常見的菌種有*Gigaspora margarita, Gi. gigantea*等。

Scutellispora屬的囊叢枝內生菌根菌，目前全世界約有二十三種，大多分布於沿海沙灘的植物根圈內，但在一般農田之中特別是旱作田內亦時有發現。本屬與*Gigaspora*屬最大的區別，在於其孢壁的構造與發芽方式。本屬孢子的孢壁經輕微擠壓破裂後，孢壁會分離成二或更多的壁群(wall groups)，其中在內壁群定含有一或多層的薄膜壁(membraneous wall)或皮革壁(coriaceous wall)。這種壁群構造是在*Gigaspora*屬所沒有的。此外，本屬孢子發芽時，會先在最內層壁群中或最內層壁上形成發芽盾(germshield)，然後再產生發芽管向外延伸。本省農作田內較常見的菌種有*Scutellispora calospora*，*Scut. gilmorei*等。



圖五-八：臺灣常見的囊叢枝內生菌根菌。圖五：*Glomus geosporum* 。圖六： *Glomus clarum*。圖七： *Glomus manihotis* 。圖八： *Glomus fasiculatum*。

Figure 5-8: Micrographs of some VAMF in Taiwan. Figure 5: *Glomus geosporum* 。Figure 6: *Glomus clarum*。 Figure 7: *Glomus manihotis* 。Figure 8: *Glomus fasiculatum*。



圖九-十二：臺灣常見的囊叢枝內生菌根菌。圖九：*Acaulospora scrobiculata* 。圖十：*Acaulospora foveata*。圖十一：*Entrophospora kentinensis* 。圖十二：*Glomus constriuctum*。

Figure 9-12: Micrographs of some VAMF in Taiwan. Figure 9: *Acaulospora scrobiculata* 。Figure 10: *Acaulospora foveata*。 Figure 11: *Entrophospora kentinensis* 。Figure 12: *Glomus constriuctum*。

二、 囊叢枝內生菌根菌在臺灣的分布:

a. 土壤酸鹼值:

囊叢枝內生菌根菌的分布，受到土壤酸鹼值的影響。以陽明山國家公園而言，其土壤酸鹼值在二點七至四點四之間，而其中生長在硫磺口附近的五節芒(*Miscanthus floridulus* (Labill.) Warb.)(土壤酸鹼值2.7)，在它的根圈中發現有*Entrophospora columbiana, Acaulospora appendicula, Scutellispora spp.*等嗜酸性菌種;又如在溪頭臺大實驗林區的竹林中(酸鹼值3.11)，發現有*Entrophospora infrequens, Acaulospora scrobiculata*(圖九),*A. spp.*等菌種。以墾丁國家公園，太魯閣國家公園而言，其土壤酸鹼質皆在六點一至八點七之間，上述的嗜酸性土壤的內生菌根菌並未在這兩地區發現，但本地區所發現的*Glomus constrictum*(圖十二)與澎湖所分離的優勢菌種相同。

b. 輪作制度:

在臺灣省農業試驗所水稻連作的#68號田區，其土壤酸鹼值變化較穩定，在5.0到6.0之間。水稻根圈土壤中主要的內生菌根菌種以*Gomus mosseae*爲主(表四)。在近兩年的調查結果顯示，此一菌種與水稻的親合性十分穩定，且產孢高峰期在十二月至四月間(圖十三)。這期間恰逢休耕且稻田內長滿雜草。田間雜草顯然與土壤中囊叢枝內生菌根菌族群的維繫有關。這點與Ilag等人[18]的發現相似。水稻與玉米輪作的田區，在根圈土壤中可發現主要內生菌根菌種爲*Gl. mosseae, Gl. geosporum*和*Gl. manihotis*。其中*Gl. geosporum*和*Gl. manihotis*，主要與玉米有關。這點可從玉米連作田區的根圈土壤中找到這兩種優勢菌種而獲得證實。此外，*Acaulospora elegans*也是另一與旱作有關的重要菌種。除玉米外，這菌種也常常出現在酸性土壤的玫瑰，甘藷或甘蔗的根圈土壤中。從試驗田區的分隔地帶的雜草根域土壤中(圖十四)，發現土壤的酸鹼值(6.2)較所有四種耕作制度田土的酸鹼值爲高，且在第三與第四種耕作制度的分隔地帶的雜草根域中發現*Scutellisporagilmorei*。由以上的調查結果顯示，農作物經長期種植後，會對該農作田內的菌根菌產生選擇性的篩選作用。這點與Schenck與Kinloch[27]所做的結論相同。

c. 溶磷微生物

內生菌根菌的產量與溶磷菌族群數有互爲消長的現象(圖十五、十六)。這種現象,在1993年三月至七月的第一期作生長期間最明顯。在三月初期,內生菌根菌孢子數最多而溶磷菌數相對減少。反之,在七月時溶磷菌逐漸增多。在九月至十一月期間種植第二期作時,在水稻連作區與玉米連作區,也發現溶磷菌數與內生菌根菌,有類似消長的現象。但在一期水稻二期玉米的輪作區內,在九月至十一月期間,溶磷菌數與內生菌根菌數皆有增加的趨勢。而在一期玉米二期水稻的輪作區內,溶磷菌數與內生菌根菌則有相對減少的現象。此種菌根菌與溶磷菌互爲消長的現象，與過去所報導的菌根菌可促進根圈有益微生物(如溶磷菌，游離性固氮菌等)的族群數[2]顯然有所不同。

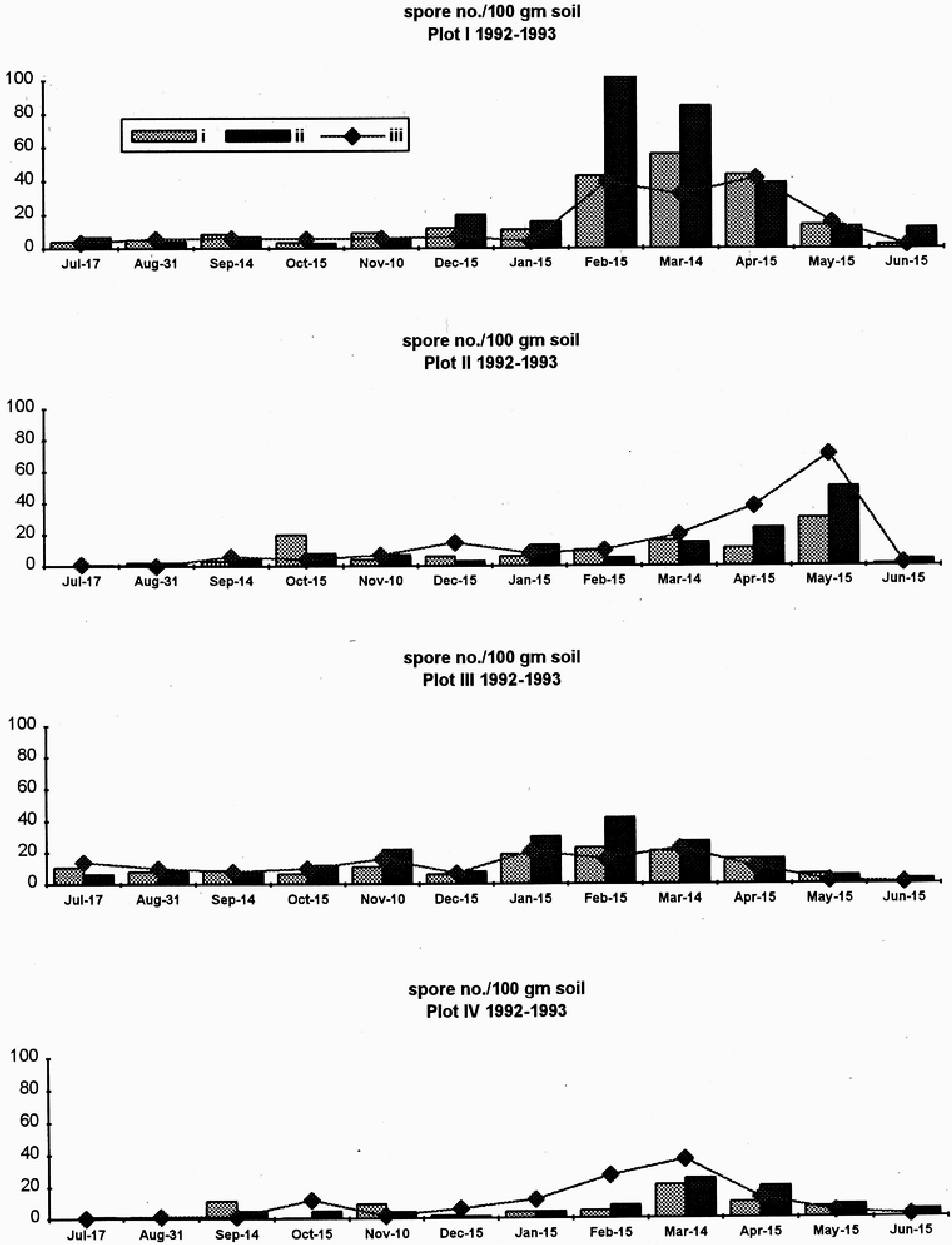
d. 地理位置:

以臺灣東部與西部的內生菌根菌相而言，東部地區的微生物相歧異度(Biodiversity)與西部不同。本所雖然才對東部地區的囊叢枝內生菌根菌相調查沒多久，但在近半年的調查中，卻發現有不少從未被描述的新種。這些微生物資源，實有待吾人的開發與利用。此外，在離島如澎湖的土壤中(酸鹼值7.8-8.2)，其內生菌根菌相與本島一般農田土壤中的菌種略有不同。在馬公與西嶼的調查結果顯示，*Glomus constrictum*(圖十二)與*Sclerocystis sinuosa*是主要的優勢菌種。其中*Sclerocystis sinuosa*是本省離島地區(如蘭嶼，綠島，澎湖等)和沿海地區的防風林(如木麻黃)[35]根圈土壤中的優勢菌種之一，只可惜*Sclerocystis* 屬的菌種，至今世上仍未能培養成功。

表四： 在四種不同耕作制度下內生菌根菌的種類。
Table 4: Species found in different cropping systems

CROPPING SYSTEMS	pH	SPECIES
I Rice-Rice continuous system	5.3-6.07 (5.79)a 5.5-6.04 (5.67)b	*Glomus mosseae, Gl. geosporum*
II Rice-Corn cropping system	4.33-4.84 (4.6) 4.24-4.89 (4.5)	*Glomus geosporum*
IV Corn-Corn continuous system	3.95-4.4 (4.13) 4.04-5.27 (4.6)	*Glomus geosporum, Gl. manihotis, Acaulospora elegans, A. laevis*
III Corn-Rice cropping system	4.72-4.91 (4.83) 5.03-5.38 (5.19)	*Glomus geosporum, Gl. manihotis, A. elegans, A. laevis*

a: Data of December, 1992
b: Data of February, 1993



圖十三：在四種不同輪作制度下內生菌根菌孢子產量的變化。
Figure 13: Spore dynamics in different cropping systems

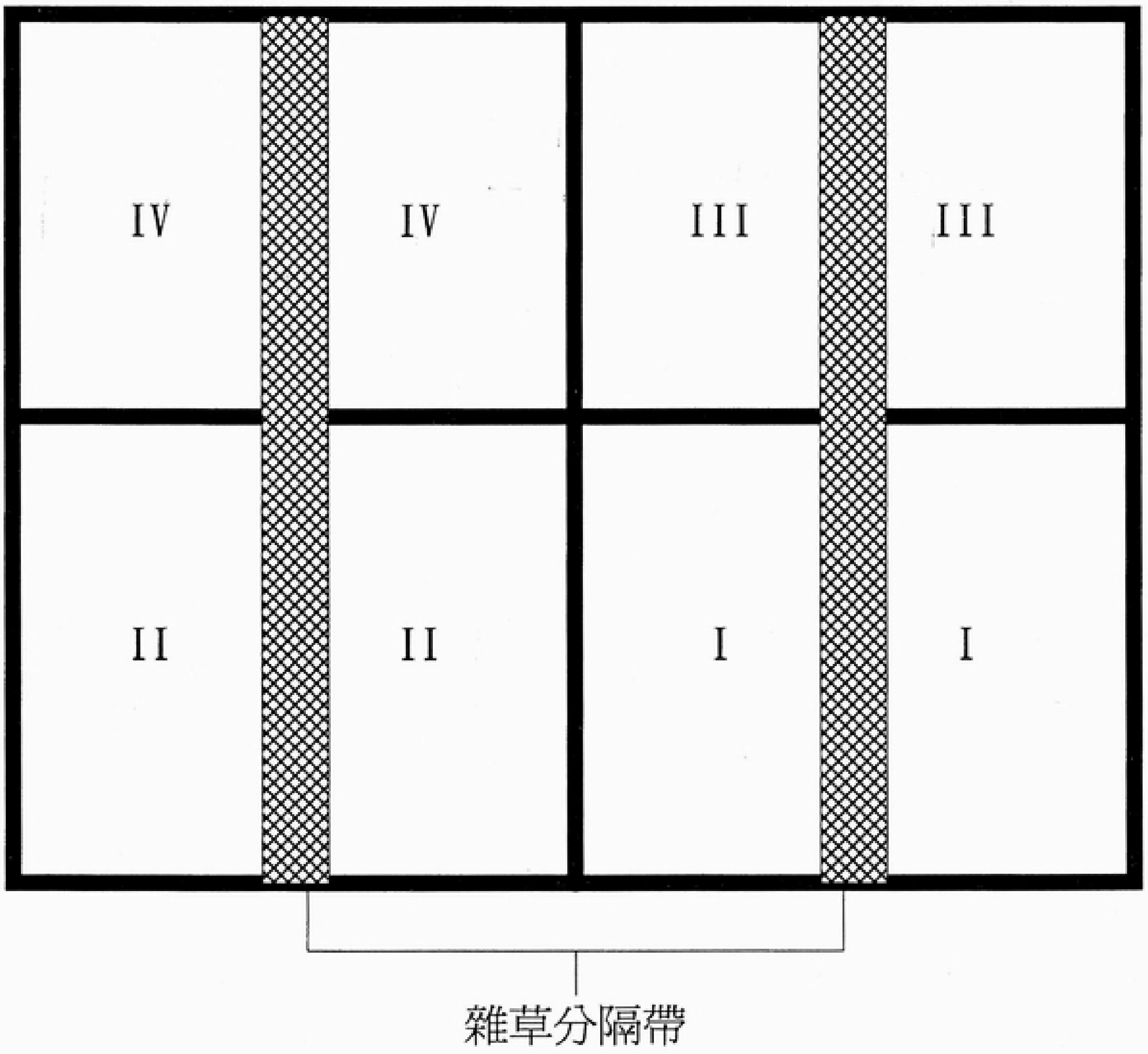
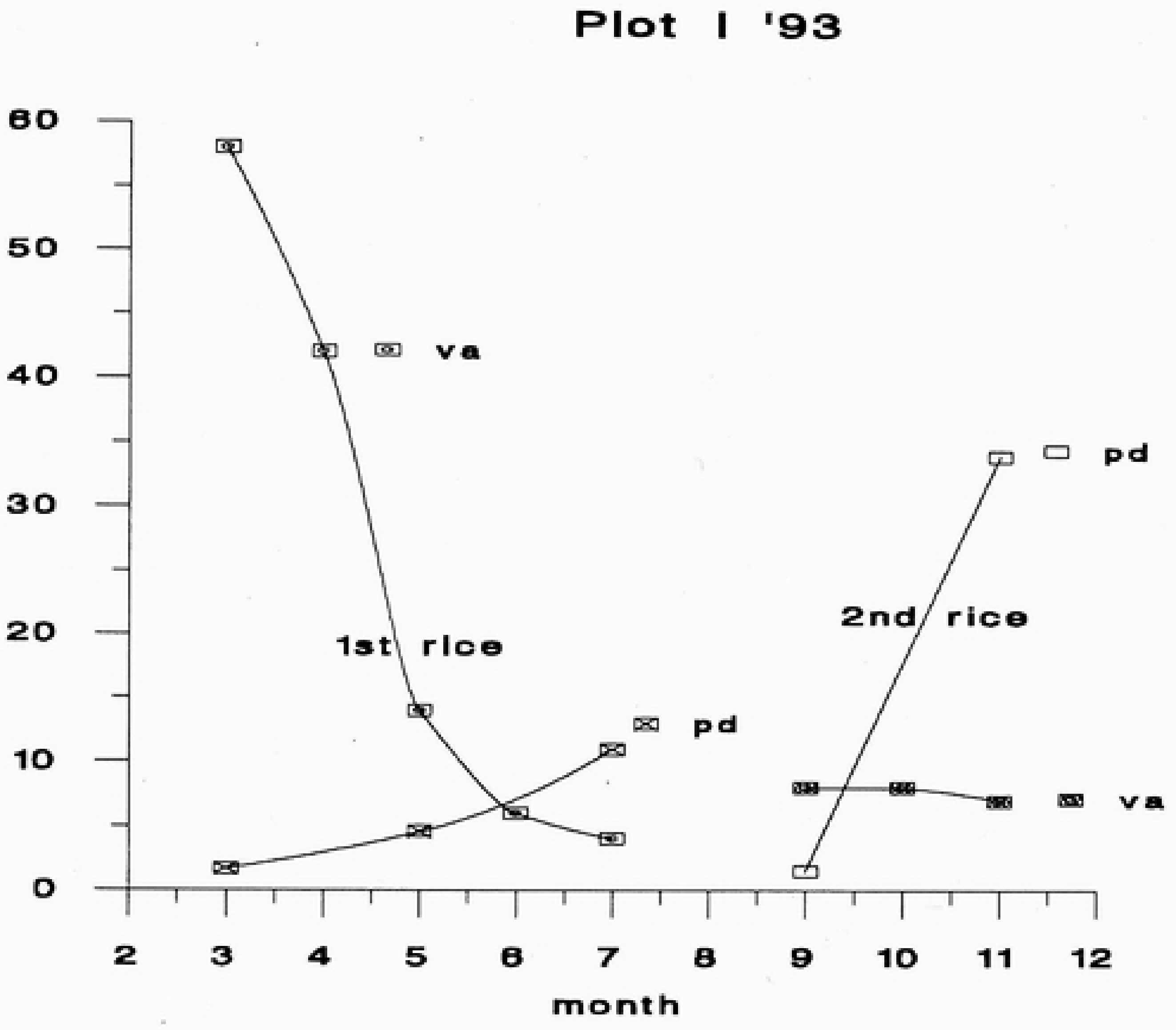
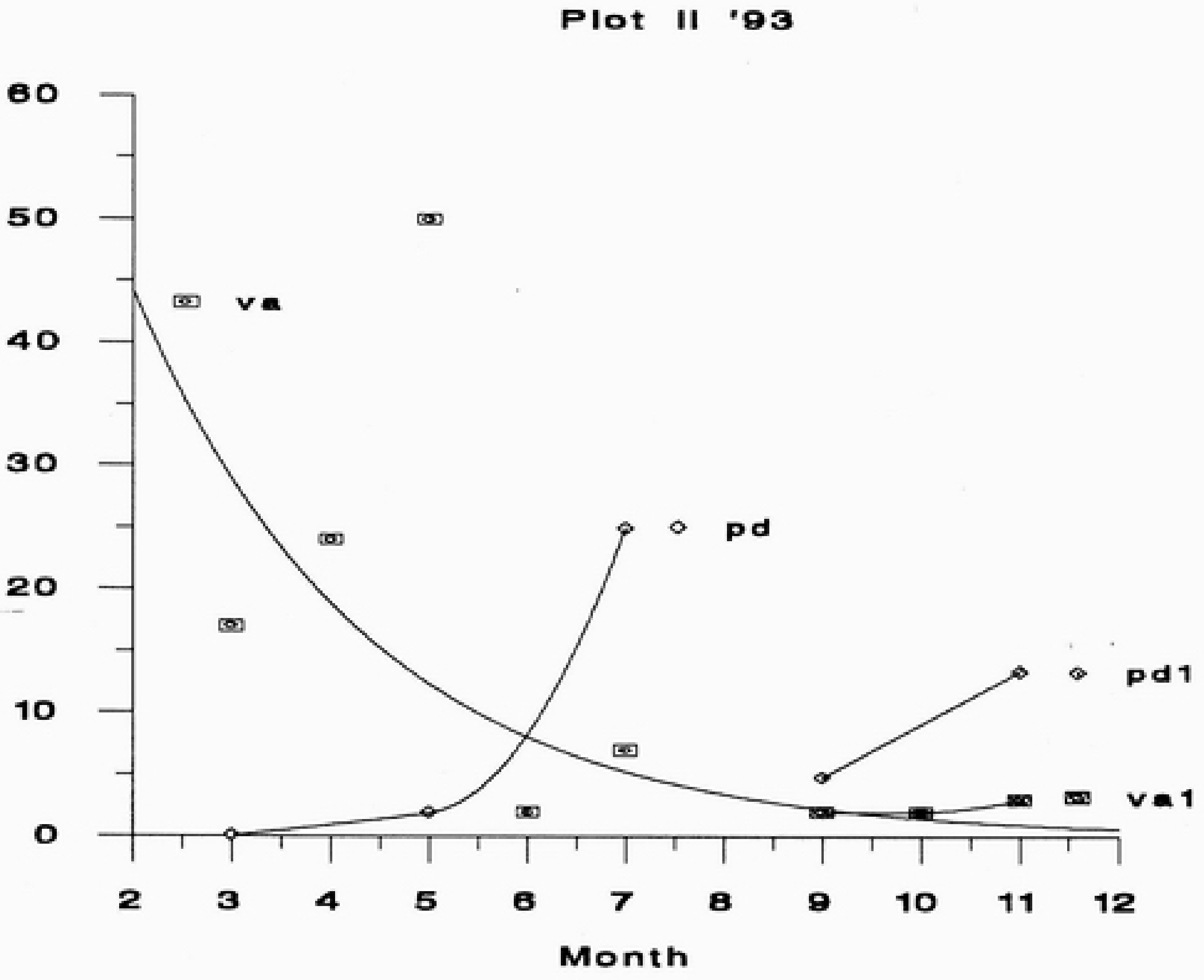


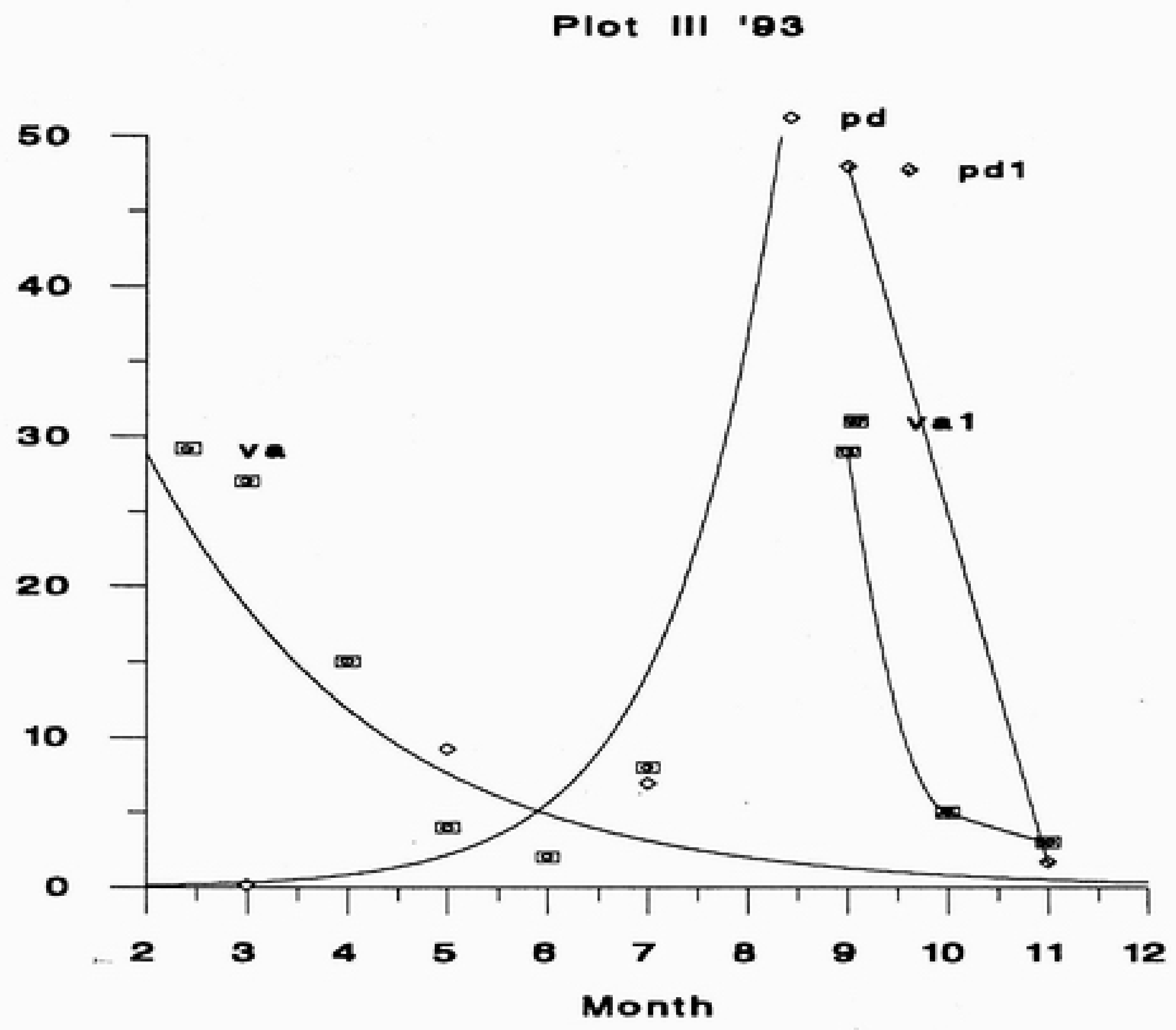
圖 十四: 臺灣省農業試驗所六十八號田區試驗區域劃分概況。
Figure 14: Four cropping systems in #68 field, TARI. A grass zone segregates each plot into two parts.

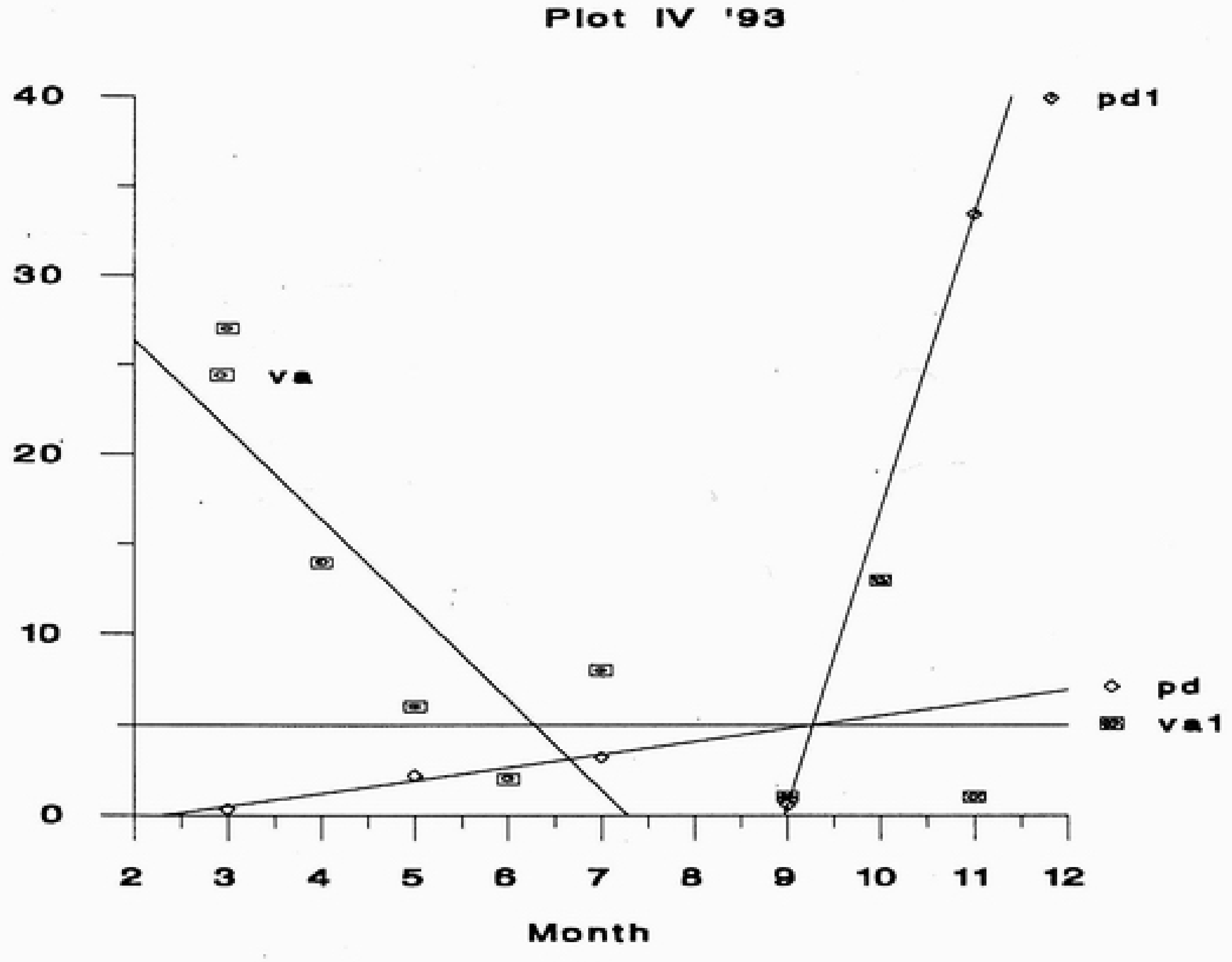




圖十五：囊叢枝內生菌根菌與溶磷微生物在不同耕作制度下的消長情形。第一區爲水稻連作制度。第二區爲一期水稻、二期玉米輪作制度。

Figure 15: Populational succession between VAMF and phosphate-solubilizing microbes. Plot I: rice continuous cropping system. Plot II: 1st rice-2nd corn cropping system.





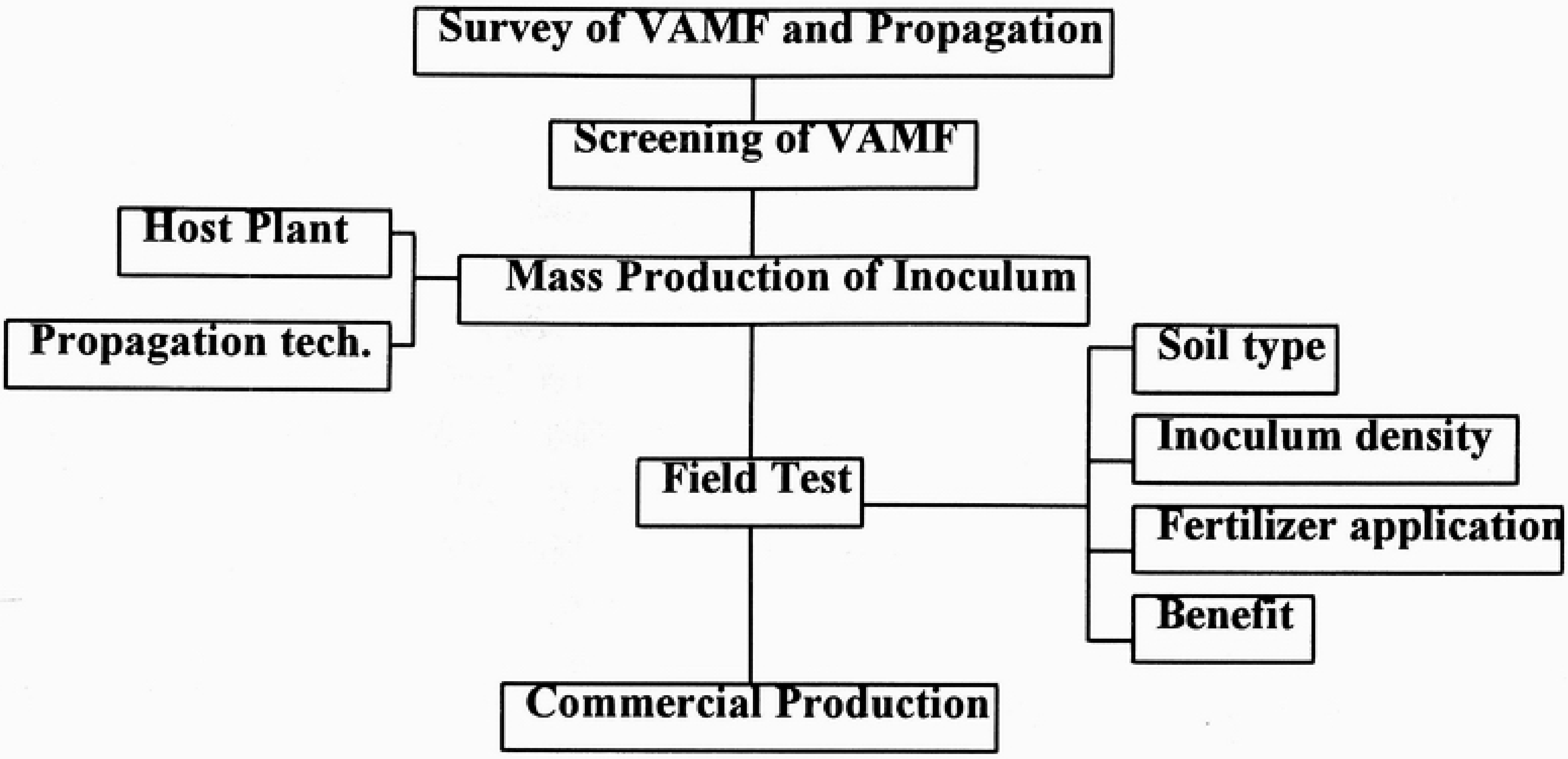
圖十六：囊叢枝內生菌根菌與溶磷微生物在不同耕作制度下的消長情形。第三區爲一期玉米、二期水稻輪作制度。第四區爲玉米連作制度。

Figure 16: Populational succession between VAMF and phosphate-solubilizing microbes. Plot III: 1st corn-2nd rice cropping system. Plot IV: Corn continuous cropping system.

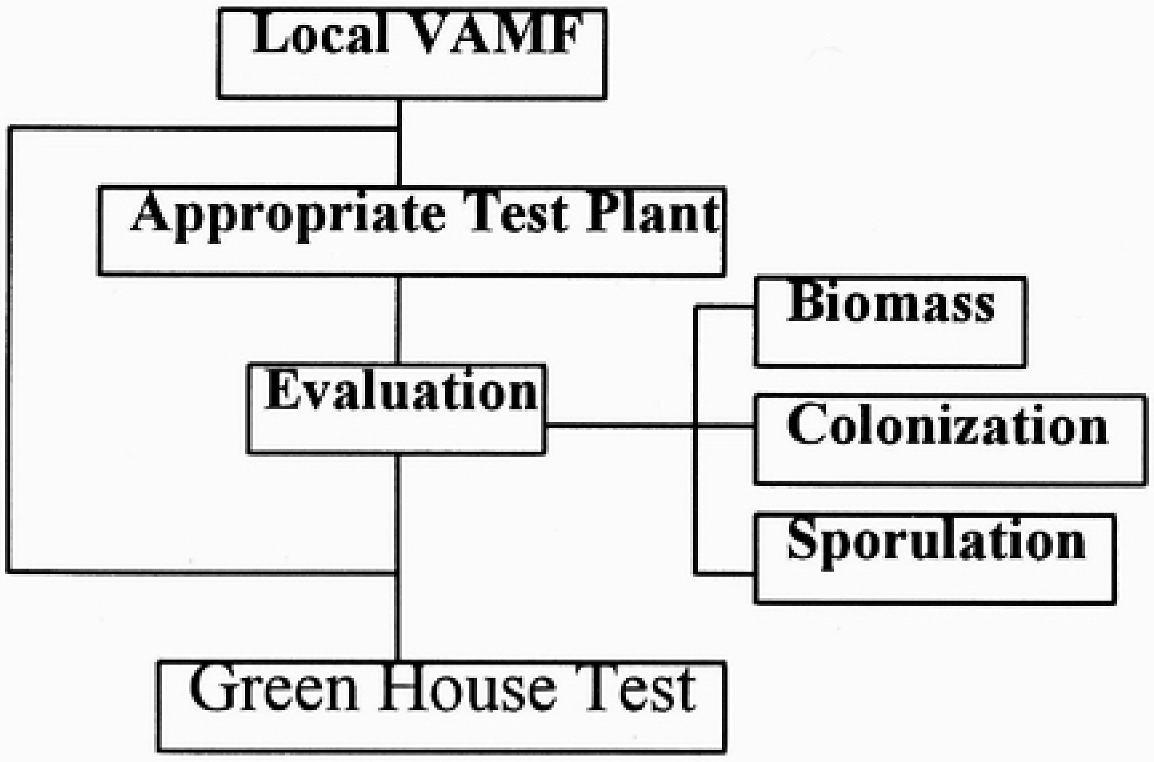
三、 新菌種的使用:

整理我國內生菌根研究人員過去二十年來所使用的菌種，其中最常用的是*Glomus mosseae, Gl. etunicatum,*和*Gl. fasiculatum*(圖八)[4,6,22,31]。我國所使用的菌種種類變化不大的原因很多，主要是因爲接種源不易取得。事實上我國的微生物資源相當豐富，可供試驗用的菌種很多。爲能有效開發這些微生物資源，筆者建議開發此生物性肥料的作業流程如圖十七所示。首先是將我國的囊叢枝內生菌根菌資源做一全盤性的調查，同時逐一將所收集的菌種加以繁殖，並成立種源中心，統一負責此一任務。透過此一調查結果，吾人可將菌種的地理分布，土壤類型，共生之植物種類等，做一系統性的登記與整理。這些資料將提供開發菌根菌爲微生物肥料的重要參考。例如經過本次初部調查結果發現，在中部地區的旱作方面如蔥、玉米、甘藷等的根圈土壤中主要有*Glomus manihotis, Gl. intraradices, Acaulospora elegans*等菌種。在花生根圈中則有*A. scrobiculata, A. laevis*等嗜酸性內生菌根菌種。若是在中部地區擬開發甘藷用內生菌根菌或擬進行甘藷之接種試驗，則吾人可建議使用*Glomus manihotis, Gl. intraradices,*或*Acaulospora elegans*等菌種。針對在某特定地區，某特定作物，所選定的若干菌種，經溫室接種試驗的結果，吾人可從生物質量上的比較來進一步判斷何者是與該特定作物組合的最佳的菌種。菌種一旦選定則可採傳統的沙耕法或氣霧式無土栽培等技術大量繁殖種源，然後再進行田間試驗。在田間試驗階段，可獲得該菌種的有效接種源的數量(inoculum density)以及可節省施用多少化學肥料並賺取多少利潤等資料。若是田間試驗的結果是肯定的，那麼便可進一步將其發展爲某特定作物的推薦性微生物肥料了。

目前，國外已開發的內生菌根菌肥料其菌種包括*Glomus intraradices*(加拿大)，*Gl. manihotis*(南美州，哥倫比亞)，*Gl. mosseae, Gl. etunicatum* 和 *Gl. occultum*(日本)等。這些已開發的內生菌根菌微生物肥料全是*Glomus*屬。可能原因是*Glomus*屬出現在一般田間的比例較高之故。但經本次初步調查的結果顯示*Acaulospora*屬的內生菌根菌出現在旱作根圈的機率也很高。因此，*Acaulospora*屬也是很有發展潛力的對象。雖然臺南亞州蔬菜研究發展中心也曾使用過*Acaulospora*, *Gigaspora, Scutellispora*等屬的菌種進行玉米、水稻、和大豆等作物的接種試驗，可惜並未獲得較滿意的結果。儘管該試驗結果並不鼓勵使用如*Acaulospora,Gigaspora,Scutellispora,Entrophospora*等屬的菌種，但由於不同菌種與不同作物間皆有其最佳的組合，吾人實不應放棄開發新內生菌根肥料資源的可能。至於在澎湖，似可從*Glomus constrictum*著手，因爲這是在該區最爲優勢的菌種。



SCREENING OF VAMF



圖十七：發展囊叢枝內生菌根菌為生物性肥料的流程。

Figure 17: Procedures in developing VAMF as biofertilizer.

誌　謝

感謝農委會【83-科技-2.6-糧-57-1(2)】，國科會(NSC82-0409-B-055-013; NSC83-0409-B-055-08)以及臺灣省政府農林廳的經費補助，以及陽明山國家公園、太魯閣國家公園、墾丁國家公園、花蓮區農業改良場、高雄區改良場澎湖分場等在採集工作上予以協助，特此致謝。

參考文獻

1. Almeida, R. T. and Schenck, N. C. 1990. A revision of the genus *Sclerocystis* (Glomaceae, Glomales). Mycologia 82:703-714.
2. Bagyaraj, D. J. 1984. Biological interactions with vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. ***In***: Powell, C. L. and D. J. Bagyaraj (eds.) VA mycorrhiza, Pp. 131-153, CRC Press, Boca Raton.
3. Bevege, D. I. 1968. A rapid technique for clearing tannins and staining intact roots for etection of mycorrhizas caused by *Endogone* spp. and some records of infection in Australian plants. Trans. Brit. mycol. Soc. 51:808-810.
4. Chen, Y. L. 1981. Effect of endomycorrhizal inoculation on the morphology and growth of asparagus seedlings. Master's thesis, National Taiwan University.
5. Chien, C. Y. Some natural mycorrhizae of gymnosperms and its variation in Taiwan. 中華植物學會第二屆會員大會論文摘要。
6. Chou, H.-F. 1985. Inoculum resproduction of endomycorrhizal fungi. M.S. thesis, National Taiwan University, Taipei, p.118.
7. Chou, W.-N., Yen, C.-H., and Chung H.-H. 1991. Species of *Gigaspora* and *Scutellospora* (Endogonaceae) in Taiwan. Trans. Mycol. Soc. R.O.C. 6:1-17.
8. Cooper, K. M. 1976. A field survey of mycorrhizas in New Zealand ferns. New Zealand J. Bot. 14:169-181.
9. Daniels, B. A. and Skipper, H. D. 1982. Methods for the recovery and quantitative estimation of progagules from soil. pp. 20-45 ***In***: Methods and principles of mycorrhizal research, ed. by N. C. Schenck, The American Phytopathological Society, St. Paul.
10. Eom, A.-H., S.-K. Lee, and S.-S. Lee. 1992. Five sporocarpic species of *Glomus* found in Korea. Korean Mycol. 20: 85-94.
11. Frank, A. B. 1885. Uber die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernahrung gewisser
12. Bäume durch unterirsische Pilze. Ber. Deut. Bot. Gesell. 3:128-145.
13. Gerdemann, J. W. 1975. Vesicular arbuscular mycorrhizae. ***In***: Torrey, J. C. and D. T. Clarkson (eds.) The development and function of roots. Pp. 575-591, Academic Press, London.
14. Gerdemann, J. W. and T. H. Nicolson. 1963. Spores of mycorrhizal *Endogone* species extracted from soil by wet-sieving and decanting. Trans. Br. Mycol. Soc. 46:235-244.

15. Gerdemann, J. W. and J. M. Trappe. 1974. The Endogonaceae in the Pacific Northwest. Mycologia Memoir No. 5, 76p.

16. Harley, J. L. and S. E. Smith. 1983. Mycorrhizal symbiosis. Academic Press, London.

17. Hu, H.-T. 1978. Effects of endomycorrhizal inoculation on the growth of Taiwan red cypress seedlings. Natl. Sci. Counc. Month 6:1064-1077.

18. Hu, H.-T. 1988. Study on the endomycorrhizae of China fir (*Cunnighamia lanceolata*Hooker) and Taiwania (*Taiwania cryptomerioides* Hay.). Q. J. China For. 21:45-72.

19. Ilag, L. L., A. M. Sosales, F. A. Elazegui and T. W. Mew. Changes in the population of infective endomycorrhizal fungi in a rice-based cropping system. Plant and Soil 103:67-73.

20. Janos, D. P. 1988. Mycorrhiza applications in tropical forestry: Are temperate-zone approaches appropriate? ***In***:Ng, F. S. P. (ed.) Trees and Mycorrizha, Pp. 133-188. Forest Research Institute Malaysia, Kuala Lumpur.

21. Janos, D. P. 1984. Methods for vesicular-arbuscualr mycorrhiza research in lowland wet tropics. ***In***: Medina, E., H. A. Mooney and C. Vazquez-Yanes (eds.) Physiological ecology of the Wet Tropics, Pp. 173-187, Tasks for Vegetation Science 12. Junk, The Hague.

22. Koo, Chang-Duck, T.-H. Kim, C.-K. Yi, W.-K. Lee, C.-H. Kang, B.-C. Lee, and S.-K. Lee. 1992. Sporocarp-forming arbuscular mycorrhizal fungi, *Glomus* spp. in forest soils of Korea. Korean Mycol. 20:29-36.

23. Leu, S.-W. 1985. Growth response, enzymatic histochemistry and structural change of asparagus mycorrhiza. M.S. thesis, National Taiwan University, p. 112.

24. Marx, D. H. 1969. The influence of ectotrophic mycorrhizal fungi on the resistance of pine roots to pathogenic infection. I. Antagonism of mycorrhizal fungi to root pathogenic fungi and soil bacteria. Phytopathology 59: 153-163.

25. Morton, J. B. and Benny, G. L. 1990. Revised classification of arbuscualr mycorrhizal fungi (Zygomycetes): A new order, Glomales, two new families, Acaulosporaceae and Gigasporaceae, with an emendation of Glomaceae. Mycotaxon 37:471-491.

26. Parke, J. L. and R. G. Linderman. 1980. Association of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi with the moss *Funaria hygrometrica*. Can. J. Bot. 58:1898-1904.

27. Phillips, J. M. and Hayman, D. S. 1970. Improved procedure for clearing roots and staining parasitic vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. Trans. Br. mycol. Soc. 55:158.

28. Schenck, N. C. and R. A. Kinloch. 1980. Incidence of mycorrhizal fungi on six field crops in monoculture on a newly cleared woodland site. Mycologia 72: 445-456.

29. Schenck, N. C. and Perez, Y. (Editors) 1988. Mannual for the identification of VA mycorrhizal fungi. INVAM, Gainesville, Pp. 1-241.

30. Sieverding, E. 1991. Vesicular-Arbuscular Mycorrhiza Management in Tropical Agrosystems. P. 371, Deutsche Gesellschaft fur Technische Zusammernarbeit (GTZ) GmbH, Germany.

31. Tzean, S. S. and Huang, Y. S. 1980. The occurrence and formation of vesicular-arbuscular mycorrhizae of citrus and maize. Bot. Bull. Acad. Sinica 21:119-134.

32. Wang, C.-L. 1992. Physiological characteristics of endomycorrhizae Adzuki bean infected with *Glomus* species. Ph.D. dissertation, National Chung Hsing University, p. 121.

33. Wu, C.-G., Y.-S. Liu, Y.-L. Hwung, Y.-P. Wang and C.-C. Chao. 1994. Glomales of Taiwan: V. *Glomus chimonobambusae* and *Entrophospora kentinensis, spp. nov.* Mycotaxon :(in press).

34. Wu, C.-G. 1993a. Glomales of Taiwan: IV. A monograph of *Sclerocystis* (Glomaceae). Mycotaxon 49:327-349.

35. Wu, C.-G. 1993b. Glomales of Taiwan: III. A comparative study of spore ontogeny in *Sclerocystis* (Glomaceae, Glomales). Mycotaxon 47:25-39.

36. Wu, C.-G. 1993c. Observations of *Sclerocystis sinuosa* in Taiwan (Glomaceae, Glomales). Trans. Mycol. Soc. Japan 34 (2):in press

37. Wu, C.-G. 1983. The preliminary studies on the endomycorrhizae of bamboo forest (*Phyllostachys pubscens* Mazel.) at Chi-tou. Master's thesis, National Taiwan University.

38. Wu, C.-G. and Chen, Z. C. 1987. The Endogonaceae of Taiwan II. Two new species of *clerocystis* from Taiwan. Trans. mycol. Soc. R.O.C. 2:73-83.

39. Wu, C.-G. and Chen, Z. C. 1986. The Endogonaceae of Taiwan I. A preliminary investigation on Endogonaceae of bamboo vegetation at Chi-tou areas, Central Taiwan. Taiwania 31:65-88.

40. Young, C. C., Juang, T. C., and Guo, H. Y. 1986. The effects of inoculation with vesicualr-arbuscular mycorrhizal fungi on soybean yield and mineral phophorus utilization in subtropical-tropical soils. Plant and Soil 95:245-253.

General Survey of Arbuscular Mycorrhizal Fungi and Its use in Agriculture

Chi-Guang Wu
Soil Microbiology Lab, Agricultural Chemistry Department, Taiwan Agricultural Research Institute, Wu-Feng, Taichung, Taiwan, R.O.C.

Abstract

In this survey, totally 60 species of Glomalean fungi were recorded from Taiwan. Up to date, six new species, *i.e., Glomus formosanum, Gl. chimonobambusae, Sclerocystis liquidambaris, Scl. taiwanensis, Acaulospora taiwania* had been described. Moreover, the genus concept of *Sclerocystis* was revised based on the material collected during this study and the species description of *Sclerocystis sinuosa* was also modified. Through this investigation, we were convinced that there were wide species diversity and abundant resource of microorganisms especially arbuscular mycorrhizal fungi in Taiwan. These resources could be used in developing our own microbial fertilizers.

In the past, *Glomus etunicatum, Gl. fasiculatum, Gl. mosseae* were used most often in experiments. However, based on the result of this survey, *Gl. manihotis, Gl. intraradices, Acaulospora elegans, A. scrobiculata* were recommended to the farmers growing upland crops such as, green onions, sweet potato, corn, peanut etc. For the growers in offshore islands such as the Pescadores, *Glomus constrictum* was suggested to be inoculated with crops such as sweet potato, melons, since this was the dominant species on island.

Key Words: Glomales, Biofertilizer, Mycorrhizae